Untersuchungen zur olfaktorischen Orientierung bei der Brillenblattnase, *Carollia perspicillata* (Chiroptera)

Von M. Laska und U. Schmidt

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 10. 10. 1985

Abstract

Olfactory orientation in Carollia perspicillata (Chiroptera)

Investigated was the ability of the leaf-nosed bat *Carollia perspicillata* to locate a food source solely by olfaction. In a three-choice-training apparatus the flying bats detected 50 mg of mashed ripe banana, spread on a diffusing surface of 0.25 cm^2 ($p < 0.01$). The estimated threshold concentration at the decision distance was max. 4×10^{11} molecules iso-pentylacetate/cm^3 air. Gaschromatographic analysis of the volatile components of banana fruit in different stages of ripening gave evidence for considerable changes in quantity and quality of the odour. In transposition tests the animals did not prefer iso-pentylacetate.

Einleitung

Die Echoortung stellt zweifellos das dominierende Orientierungssystem der Microchiropteren dar. In den letzten Jahren mehren sich jedoch die Hinweise darauf, daß bei vielen Fledermaus-Species neben dem akustischen Sinn auch den anderen Sinnesmodalitäten in vielen Lebensbereichen eine wichtige Rolle zukommt (Suthers 1970).

Die Bedeutung des Geruchssinnes läßt sich bei den Chiropteren, wie bei den meisten anderen Säugetieren, zwei großen Funktionskreisen zuordnen: dem Sozialverhalten und der Ernährung (Pfeiffer 1964; Stoddart 1980). Während bis heute nur wenige experimentelle Befunde für eine olfaktorische Beeinflussung des Verhaltens der Chiropteren vorliegen (Kulzer 1962; Bradbury 1977), gibt es eine Reihe feldbiologischer Beobachtungen, die eine wesentliche Beteiligung des Geruchssinnes im Funktionskreis Ernährung nahelegen (Mann 1951; Vogel 1958; Kolb 1961; Greenhall 1965; Dunning 1968; Schmidt und Greenhall 1971).

Sowohl histologische Untersuchungen der Riechschleimhäute (Bhatnagar und Kallen 1975; Kämper und Schmidt 1977) als auch volumetrische Vergleiche sensorischer Hirnstrukturen (Baron 1973; Baron und Jolicoeur 1980) deuten darauf hin, daß unter den Microchiropteren die frugivoren Phyllostomatiden das beste Riechvermögen besitzen.

Quantitative Aussagen über die Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes der Fledermäuse in Form olfaktorischer Reaktionsschwellenbestimmungen wurden bisher nur von Schmidt (1975) und Obst und Schmidt (1976) gewonnen.

Neben dem Erstellen weiterer Daten zur Effizienz des Geruchsorgans war es erstes Ziel unserer Untersuchungen, die grundsätzliche Fähigkeit einer neotropischen Blattnasenfledermaus zur geruchlichen Orientierung zu testen.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/86/5103-0129 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 51 (1986) 129–138

ISSN 0044-3468

Material und Methode

Als Versuchstiere (Vt) dienten drei adulte *Carollia perspicillata*. Sie wurden in einem klimatisierten Raum (25 °C; 75 % rel. Luftfeuchte) gehalten und unterlagen einem Hell-Dunkel-Wechsel von 12 : 12 Stunden.

In einer futterbelohnten Flugdressur lernten die Tiere, einen olfaktorischen Stimulus zu lokalisieren. Für diese Versuche wurde ein mit Kunststoffplatten ausgekleideter Flugtunnel (3 × 0,8 × 0,8 m) verwendet. Dieser war in einen Aufenthalts- und einen Wahlraum unterteilt, die durch eine Schiebetür verbunden waren. An der Frontseite des Wahlraumes befand sich eine Dreifach-Wahlanlage (Abb. 1). Die drei identischen Anweiser waren durch schmale Plexiglasstreifen voneinander separiert und bestanden aus jeweils einem kleinen Landegitter (LG) und zwei darunter befindlichen Schubladen. Die obere (FL) diente zur Präsentierung einer Futterbelohnung nach korrekter Wahl des Tieres. Die untere Schublade (DL) war mit einem feinmaschigen Gitter abgedeckt und enthielt die Duftquelle. Die Duftausbreitung erfolgte per Diffusion. Als olfaktorischer Stimulus wurden verwendet:

1. Brei vollreifer Bananenfrüchte *(Musa acuminata)*
2. iso-Amylacetat (10 / 1 / 0,1 / 0,01 Vol.-%).

Die Stimuli wurden auf gereinigten Objektträgern präsentiert; der C_7-Ester in Form getränkter Filterpapierstücke von 4 cm^2. Nach geglückter Andressur lief der typische Versuch folgendermaßen ab: Nach 20 Sekunden Diffusionszeit durfte das Vt vom Aufenthalts- in den Wahlraum fliegen.

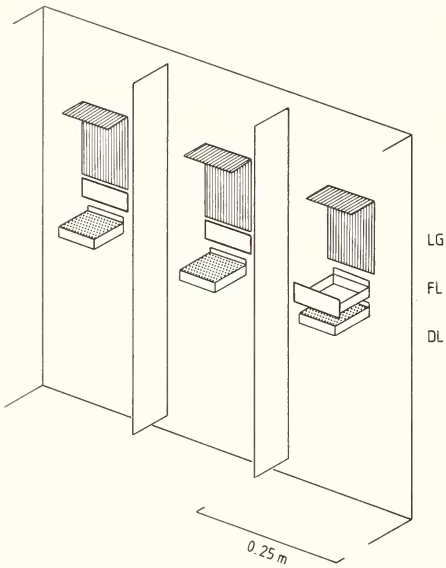


Abb. 1. Schematische Darstellung der Zielwand (Dreifach-Wahlanlage). Zu jedem der drei Anweiser gehören: LG – Landegitter; FL – Futterlade (rechte FL zur Fütterung eingeschoben); DL – Duftlade

Es prüfte die drei Anweiser im Rüttelflug (Abb. 2) und entschied sich dann durch Landung an einer der drei Wahlmöglichkeiten. Bei falscher Entscheidung wurde das Tier durch Zischen bestraft und durfte sich dann korrigieren; nach richtiger Wahl erhielt es die Futterbelohnung und flog in den Aufenthaltsraum zurück (Abb. 3). Nach einminütigem Absaugen der Luft im Wahlraum wurde die Position der Duftquelle pseudozufallsgemäß gewechselt, und der nächste Durchgang begann.

Zur Reaktionsschwellenbestimmung für den Duft vollreifer Banane wurden in aufeinanderfolgenden Testserien jeweils abwechselnd die Menge an Duftsubstanz (3000 – 25 mg Banane) und die Diffusionsoberfläche (14 – 0,125 cm^2) vermindert. Um eine gleichbleibende Beherrschung der Dressuraufgabe zu sichern, wurden die kritischen Stimulusquantitäten eingestreut dargeboten in Flüge mit der zur Andressur verwendeten Standardmenge (3000 mg Bananenbrei auf 14 cm^2 Fläche). Auch der C_7-Ester wurde alternierend mit diesem Standardstimulus präsentiert. Die täglich durchgeführte Dressur wurde in zwei Durchgänge unterteilt, wobei die Vt in festgelegter Reihenfolge dressiert wurden.

Zur Analyse der Duftsubstanzen wurde ein Gaschromatograph (Fractovap 4100 von Carlo Erba) mit gepackter Glassäule von 3 m Länge (OV 101; 5 % auf Chromosorb W / HP, 80 – 100 mesh) und FID (flame ionization detector) verwendet. Die mit einem Computing Integrator (Spectra Physics 4100) gekoppelte Einheit wurde mit Helium als Carriergas isotherm bei 100 °C betrieben.

Ergebnisse

Ermittlung des zeitlichen Dressurverlaufes

Der bei einer futterbelohnten Dressur unumgängliche Eingriff in das natürliche Freßverhalten der Vt machte es nötig, Untersuchungen über die Freßaktivität der Fledermäuse bei Laborhaltung vorzunehmen. *Carollia perspicillata* vermag auch in Gefangenschaft ihr



Abb. 2. Brillenblattnase prüft die Anweiser im Rüttelflug



Abb. 3. Carollia nimmt die Futterbelohnung nach korrekter Wahl

eigenes Körpergewicht, das sind 16–19 g, in einer Nacht an Nahrung aufzunehmen. Aufgrund der gegenüber Freilandbedingungen proteinreicheren Diät und des geringeren Energieumsatzes (THOMAS 1984) genügt es zur Gewichtserhaltung jedoch, wenn täglich ca. 4–5 g Futter konsumiert werden. Für viele Fledermaus-Species bekannt, und von HEITHAUS und FLEMING (1978) für *Carollia* bestätigt, ist die Tatsache, daß sich die Freßaktivität der Tiere unter natürlichen Verhältnissen in 2–3 über die Nacht verteilte Phasen gliedert. Auch unter den beschriebenen Laborbedingungen zeigt die Brillenblattnase diese typische Unterteilung. Verkürzt man die Dauer des täglichen Futterangebotes auf 3 Stunden, so bleibt das phasische Aktivitätsmuster erhalten (Abb. 4).

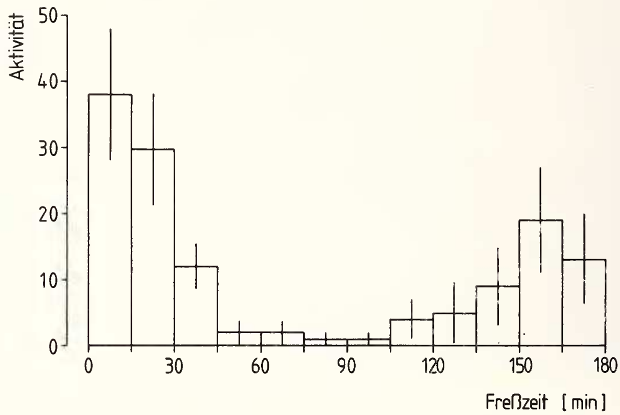


Abb. 4. Verteilung der Freßaktivität über die tägliche Freßzeit. Ordinate: Flüge zum Futterplatz/15 min. ($\bar{x} \pm s$; 3 Tiere; 7 Tage/Tier)

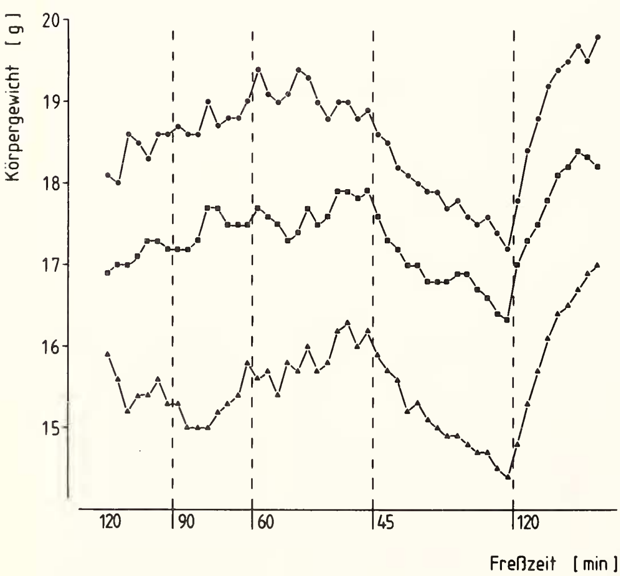


Abb. 5. Gewichtsverteilung bei abnehmender Futterzeit. (3 Tiere; jeder Punkt repräsentiert einen Tag)

Die Perioden hoher Freßaktivität dauern ca. 45 Minuten und rücken dann an den Anfang bzw. das Ende der täglichen Futterpräsentation. Während die Tiere eine Verkürzung der Freßzeit bis auf 1 Stunde pro Tag zumindest wochenlang tolerieren, führt eine weitere Kürzung auf 45 Minuten – was genau einer Phase nächtlicher Freßaktivität entspricht – zu einem rapiden Gewichtsverlust (Abb. 5). Aus diesem Grunde wurde der tägliche Dressurverlauf gemäß dem natürlichen Aktivitätsmuster der Tiere in zwei Durchgänge unterteilt: Die Fledermäu-

se wurden in festgelegter Reihenfolge dressiert, so daß sich zwischen dem ersten und zweiten Durchgang eines Tages für jedes Vt ca. 1½ Stunden Pause ergaben.

Reaktionsschwellenbestimmung für Bananenduft

Um den Nachweis einer monomodalen Wahlentscheidung zu erbringen, muß die Konzeption der Versuchsanlage Informationen durch die übrigen Sinnesmodalitäten ausschließen.

Alle drei Duftschubladen waren mit gleichartigen Objektträgern beschickt und mit einem feinmaschigen Gitter abgedeckt. Die theoretisch bestehende Möglichkeit, die Duftquelle optisch oder aktiv akustisch zu lokalisieren, kann ausgeschlossen werden, da die Maschenweite der Ladenabdeckung deutlich unter dem optischen und akustischen Auflösevermögen lag (Manske 1979; Joermann 1984). Außerdem wurden die Versuche bei schwachem Rotlicht durchgeführt. An der Zielwand herrschten dabei nur 0,125 Lux, was einer Leuchtdichte von $6{,}5 \times 10^{-3}$ cd/m² entspricht. Ein passiv akustischer Informationsgewinn konnte durch Scheinwechsel vermieden werden. Da die Duftschubladen stets am selben Anweiser blieben und nur die Position des Duftstimulus getauscht wurde, sind Lageinformationen aufgrund etwaiger kleiner Bau-Ungleichheiten der Schubladen unmöglich.

Mit Beherrschung der Dressuraufgabe zeigten die Tiere bei eingestreuten Blindversuchen ohne jeglichen Stimulus ein deutlich verändertes VTE-Verhalten („vicarious trial and error", Muenzinger 1938). Diese Verhaltensänderungen beim Hin- und Herwechseln von Anweiser zu Anweiser vor der Wahlentscheidung waren in gleicher Weise während der Reaktionsschwellenbestimmung bei Darbietung unterschwelliger Reize zu beobachten (Tab. 1).

Tabelle 1

Dressur-Wahlverhalten bei verschiedenen Aufgabenstellungen

	$\bar{x} \pm s$	+/−	OW
Standardstimulus	2,1 ± 0,1	90 : 10	0
unterschwelliger Stimulus	4,0 ± 0,6	34 : 66	9
Blindversuch	4,8 ± 0,8	8 : 22	16

$\bar{x} \pm s$: VTE-Manöver bis zur Wahlentscheidung pro Versuch; +/−: Verhältnis von Richtig- zu Falschwahlen; OW: Versuche ohne Wahlentscheidung des Tieres

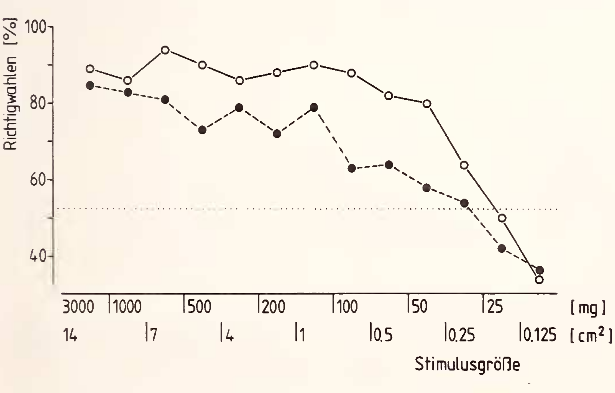


Abb. 6. Dressurleistungen beider Vt während der Reaktionsschwellenbestimmung für den Duft vollreifer Banane. Die Stimulusgröße setzt sich jeweils aus der Bananenmenge (mg) und der diffundierenden Oberfläche (cm²) zusammen

Sowohl die signifikant erhöhte Anzahl an VTE-Manövern bei Blindversuchen und unterschwelligen Reizen als auch das Absinken der Wahlleistung auf Zufallsniveau sowie das Auftreten von Versuchen, bei denen sich das Tier überhaupt nicht entschied, belegen eindeutig, daß die Fledermäuse ihre Wahlentscheidung rein geruch-

lich trafen. *Carollia perspicillata* ist demnach grundsätzlich in der Lage, eine Duftquelle ausschließlich mit Hilfe des Geruchssinnes zu lokalisieren.

Bei zwei der drei Vt konnte eine Reaktionsschwelle für den Duft vollreifer Banane bestimmt werden (Abb. 6). Beide Tiere beantworteten 50 mg Bananenbrei auf einer Fläche von 0,25 cm^2 noch signifikant positiv ($p < 0{,}01$; Chi-Quadrat-Vierfeldertest). Bei 25 mg Frucht auf der gleichen Fläche wurde diese Signifikanzgrenze nicht mehr erreicht ($p < 0{,}02$ bzw. $p < 0{,}10$). Die Detektionsleistung sank bei 25 mg Banane auf einer Fläche von 0,125 cm^2 auf Zufallsniveau. Durch die stets gemischte Aufgabendarbietung – Flüge mit der kritischen Stimulusquantität wurden unregelmäßig eingestreut in Flüge mit der zur Andressur verwendeten Standardquantität – konnte ausgeschlossen werden, daß dem Leistungsabfall bei kleinen Reizmengen eine Abdressur zugrunde lag. Abbildung 7 veranschaulicht, daß das Vt die Dressuraufgabe während der gesamten Versuche beherrschte. Selbst bei unterschwelligen Reizen, die nur zufällig richtig gewählt wurden, liegt die Wahlsicherheit für den alternierend gebotenen Standardstimulus bei > 90 % Richtigwahlen.

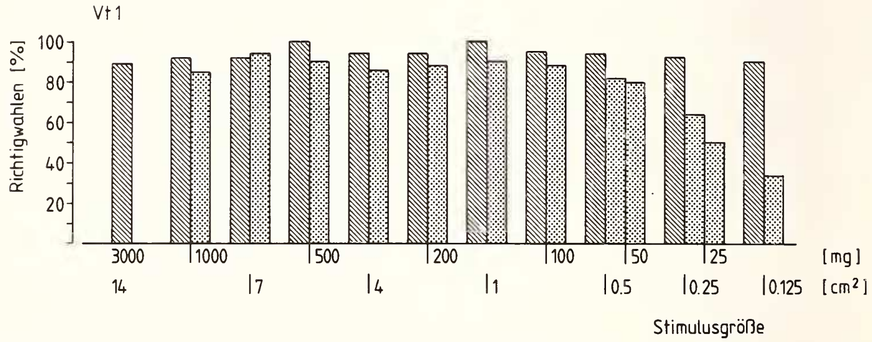


Abb. 7. Dressurleistungen eines der Vt während der Reaktionsschwellenbestimmung für den Duft vollreifer Banane. Schraffierte Balken: Standardmenge Banane; gepunktete Balken: kritische Stimulusquantität. Die zusammenhängenden Balken kennzeichnen die im gleichen Versuchszeitraum gebotenen Stimulusgrößen

Abschätzung der Schwellenkonzentration

Bossert und Wilson (1963) beschreiben den Verlauf des Konzentrationsgradienten bei einer Duftausbreitung per Diffusion von einer impermeablen Unterlage bei Windstille wie folgt:

$$U\ (r; t) = \frac{Q}{2\,D\,\pi\,r} \cdot \operatorname{erfc} \frac{r}{\sqrt{4\,D\,t}}, \text{ wobei}$$

U (r; t) = Konzentration in Abhängigkeit von r und t (mol/cm^3)
D = Diffusionskonstante (cm^2/s)
r = Radius ≙ Abstand von der Duftquelle (cm)
t = Diffusionszeit (s)
Q = Diffusionsrate (mol/s)
erfc = complementary error function (Carslaw und Jaeger 1959)

Zusammen mit der von Moulton (pers. Komm.) angegebenen Formel für die unmittelbar über der Substanz herrschende Duftkonzentration

$$c_o = \frac{p_x}{V_m \frac{t+273}{273} p_o}, \text{ wobei}$$

c_o = Konzentration (mol/l)
p_x = Dampfdruck der Substanz bei t (Torr)
p_o = Normaldruck (Torr)
V_m = molares Volumen (22,41 l)
t = Versuchstemperatur (°C)

läßt sich eine obere Schwellenkonzentration für die Hauptkomponente des Bananenduftes, das iso-Amylacetat, von 4×10^{11} Molekülen pro cm^3 abschätzen, die im für die Tiere minimalen Wahlabstand von 7 cm maximal herrschte. Die von Slotnick (1981) am Menschen ermittelte Schwellenkonzentration für iso-Amylacetat liegt bei 6×10^{12} Molekülen pro cm^3.

Bedeutung des Reifegrades der Frucht

Aus Vorversuchen war bekannt, daß *Carollia* vollreife Banane eindeutig gegenüber Früchten geringeren Reifegrades bevorzugt. Die gaschromatographische Analyse ergab, daß sich die Duftkomposition der Banane mit zunehmender Reifung qualitativ wie quantitativ deutlich ändert (Abb. 8).

Untersucht wurden Früchte der Reifestadien grün (Schale schlecht abzulösen, Fruchtfleisch hart), gelb (Schale gelb, Fruchtfleisch schnittfest) und vollreif (Schale gefleckt und leicht abzulösen, Fruchtfleisch weich ≙ dem im Versuch verwendeten Reifegrad). Von einem Reifegrad zum nächsten nimmt die Gesamtmenge an produzierter Duftsubstanz jeweils etwa um den Faktor 2 zu (Tab. 2). Mit zunehmender Reife erhöht sich die Anzahl der mit den vorhandenen Mitteln detektierbaren Duftkomponenten.

Während bei grüner Banane Butylacetate (Peaks No. 4 und 5) mengenmäßig vorherrschen, werden mit zunehmender Reifung vermehrt Amylacetate (Peaks No. 6 und 7) gebildet, die schließlich bei Vollreife dominieren. Auch die höhermolekularen (C_8- bis C_{10}-Verbindungen; Peaks No. 8 bis 11) werden erst im Verlauf der Reifung gebildet. Als weitere mengenmäßig bedeutsame Bestandteile des Bananenduftes konnten Ethanol, Essigsäure, Ethylacetat, Butanole, Pentanole sowie 2-Pentanon identifiziert werden. Alle diese Ergebnisse stehen in guter Übereinstimmung mit den von McCarthy und Palmer (1963; 1964) gewonnenen Daten.

Bei Untersuchungen der olfaktorischen Leistungen unter Verwendung von natürlichen pflanzlichen Düften,

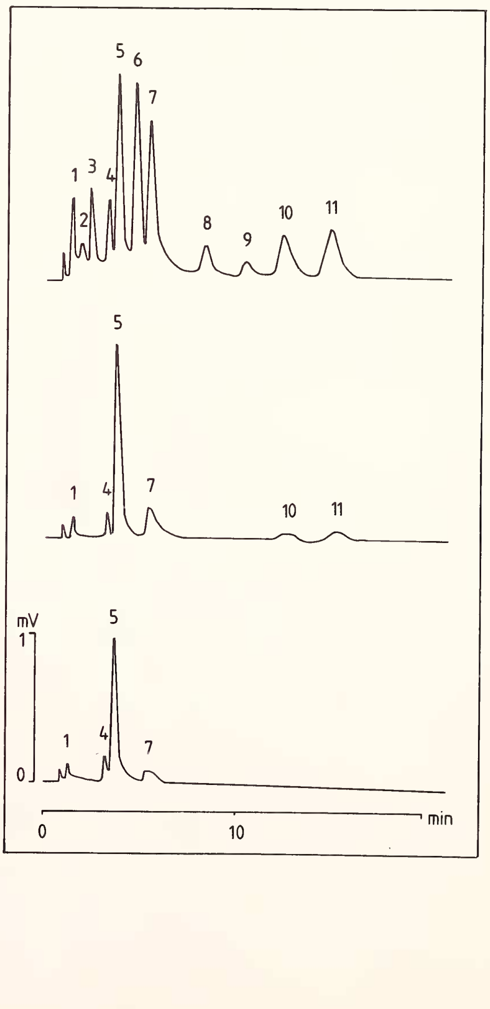


Abb. 8. Repräsentative Chromatogramme der drei untersuchten Reifestadien der Banane. Oben: vollreif; Mitte: gelb; unten: grün. Es bedeuten: 1 = Essigsäure/Ethanol; 2 = Ethylacetat/Butanol; 3 = Pentanole/2-Pentanon; 4 = iso-Butylacetat; 5 = n-Butylacetat; 6 = Amylacetate; 7 = iso-Amylacetat; 8 = Butylbutyrate

Tabelle 2

Gemittelte Peakflächen-Werte bei den drei untersuchten Reifegraden der Banane
n = 15/Reifegrad

	$\bar{x}$	VK
grün	13 805	17
gelb	20 140	16
vollreif	38 970	38

VK: Vertrauenskoeffizient ($\pm s/\bar{x}$ in Prozent)

die aus einer Vielzahl von Komponenten zusammengesetzt sind, kommt dem biologischen Alterszustand des verwendeten Materials also entscheidende Bedeutung zu.

Transpositionsversuche

Im Anschluß an die Reaktionsschwellenbestimmung für den Duft vollreifer Banane wurde untersucht, inwieweit *Carollia perspicillata* auf einen anderen Stimulus zu transponieren vermag, d. h., eine andere Stimulusqualität ohne Leistungsabfall beantwortet. Da es nicht Ziel dieser Untersuchung war, die grundsätzliche Lernfähigkeit der Tiere für die verwendete Duftsubstanz zu ermitteln, wurden in diesem Experiment nur jeweils 50 Versuche pro Tier durchgeführt. Da nicht abzusehen war, welche Reizquantitäten überschwellig waren, wurde der Stimulus in verschiedenen Konzentrationen dargeboten. Der Transpositionsversuch auf iso-Amylacetat, die quantitative Hauptkomponente des natürlichen Bananenduftes (Simmonds 1959), erbrachte mit 34 % bzw. 49 % Richtigwahlen kein signifikantes Ergebnis (Abb. 9). Da die Vt auf alle dargebotenen Stimuluskonzentrationen in gleicher

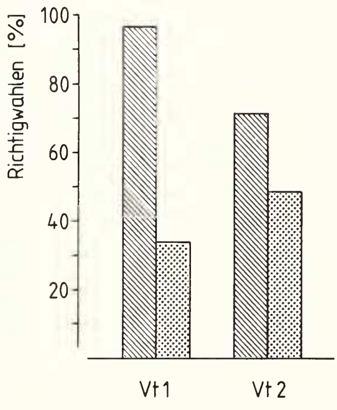


Abb. 9. Dressurleistungen beider Vt während des Transpositionsversuches auf iso-Amylacetat. Schraffierte Balken: Standardmenge Banane; gepunktete Balken: iso-Amylacetat

Weise reagierten, wurde das Richtigwahl-Ergebnis über die vier verwendeten Reizstärken gemittelt. Trotz sicherer Beherrschung der Grundaufgabe (97 % bzw. 75 % Wahlsicherheit für den Standardstimulus) zeigte sich auch keine Lerntendenz, wie eine Sequenzanalyse beider Tiere ergab.

Diskussion

Carollia perspicillata ist in ihrem Verbreitungsgebiet (Mexiko bis südliches Brasilien; Jones und Carter 1976) die häufigste Blattnasenfledermaus. Sie ernährt sich vorwiegend frugivor (Whitaker 1980), unter anderem von Früchten der Kulturpflanzen Banane,

Mango, Papaya, Guava und Kaffee, mit einer besonderen Vorliebe für bestimmte Arten der Gattung *Piper* (GUSH et al. 1982; DOS REIS und GUILLAUMET 1983). Sowohl ihre Ernährungsweise als auch die von ihr verwendete Futtersuche-Strategie (HEITHAUS und FLEMING 1978) legen es nahe, daß *Carollia* ihre Nahrung geruchlich findet. Erstes Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, die bisher unbewiesene Fähigkeit dieser Fledermaus, eine Nahrungsquelle rein olfaktorisch zu lokalisieren, festzustellen. Diese Fragestellung kann nach den vorgenommenen Versuchen eindeutig positiv beantwortet werden.

Bei der durchgeführten Reaktionsschwellenbestimmung für den Duft vollreifer Banane bewies die Brillenblattnase eine ausgezeichnete Riechschärfe für diesen biologisch relevanten Stimulus. 50 mg Bananenbrei, verteilt auf 0,25 cm^2 Fläche, wurden noch sicher detektiert. Diese Duftquantität wird vom Menschen unter den gleichen Versuchsbedingungen nicht mehr wahrgenommen. Die einzige Untersuchung, die einen direkten Leistungsvergleich mit anderen Chiropteren ermöglicht, wurde von MÖHRES und KULZER (1956) mit *Rousettus aegyptiacus* durchgeführt. Die Nil-Flughunde vermochten noch 100 mg Bananenbrei (bei leider unbekannter Flächenausbreitung und undefiniertem Wahlabstand) zu lokalisieren. Die von *Carollia* erbrachte Sinnesleistung erscheint dabei um so eindrucksvoller, als das Riechhirn der Microchiropteren, im Gegensatz zu den Megachiropteren, als regressive Struktur bezüglich der „basalen Insektivoren" aufzufassen ist (STEPHAN 1967).

Das Ergebnis des Transpositionsversuches wirft mehrere Fragen zu grundsätzlichen Problemen olfaktorischer Leistungsbestimmungen auf: Im verhaltensphysiologischen Versuch ist die vom Tier gezeigte Reaktion stets einer Interpretation unterworfen. Obwohl die Tiere im Versuch den deutlichen Eindruck erweckten, den dargebotenen Duftreiz wahrzunehmen, antworteten sie nicht positiv auf den Stimulus.

Eine mögliche Ursache dieses Verhaltens könnte in einer unphysiologischen Konzentration des Stimulus liegen. Obwohl beim iso-Amylacetat verschiedene Konzentrationen verwendet wurden, kann nicht völlig ausgeschlossen werden, daß der Reiz zu intensiv und dem Tier unangenehm war, und damit eine Ablehnung bewirkte. Ebenso läßt sich die Möglichkeit eines unterschwelligen Reizes, aufgrund der extrem hohen Flüchtigkeit des Esters, nicht restlos ausschließen.

Es erscheint sicher, daß die Fledermäuse sehr genau die Qualität des Bananenduftes erkannten. Die von den Brillenblattnasen gezeigte deutliche Präferenz für vollreife Früchte stützt diese Vermutung und betont die Bedeutung, die der genauen Analyse komplexer Duftgemische bei Verwendung als Duftreiz zukommt. Die erzielten Ergebnisse lassen erwarten, daß bei frugivoren Phyllostomatiden auch unter natürlichen Bedingungen der Geruchssinn im Funktionskreis Ernährung entscheidend zur Orientierung beiträgt.

Zusammenfassung

Bei der neotropischen Brillenblattnase *(Carollia perspicillata)* konnte in einer Flugdressur die Fähigkeit nachgewiesen werden, eine Duftquelle ausschließlich mit Hilfe des Geruchssinnes zu lokalisieren. Bei der Reaktionsschwellenbestimmung für den Duft vollreifer Banane bewies *Carollia* eine ausgezeichnete Riechschärfe: 50 mg Bananenbrei, verteilt auf 0,25 cm^2 Fläche, wurden noch statistisch sicher ($p < 0{,}01$) detektiert. Die Abschätzung der Schwellenkonzentration ergab, daß maximal 4×10^{11} Moleküle iso-Amylacetat, der Hauptkomponente des Bananenduftes, pro cm^3 Luft am Entscheidungspunkt vorhanden waren. In Transpositionsversuchen verhielten sich die Tiere gegenüber iso-Amylacetat indifferent.

Literatur

BARON, G. (1973): Volumetrischer Vergleich sensorischer Hirnstrukturen bei Fledermäusen. Period. biol. **75**, 47–53.

BARON, G.; JOLICOEUR, P. (1980): Brain structure in Chiroptera: Some multivariate trends. Evolution **34**, 2, 386–393.

BHATNAGAR, K. P.; KALLEN, F. C. (1975): Quantitative observations on the nasal epithelia and olfactory innervation in bats. Acta anat. **91**, 272–282.

BOSSERT, W. H.; WILSON, E. O. (1963): The analysis of olfactory communication among animals. J. Theoret. Biol. **5**, 443–469.

BRADBURY, J. (1977): Social organization and communication. In: Biology of bats, Vol. 3, Acad. Press, London, 1–72.
CARSLAW, H. S.; JAEGER, J. C. (1959): Conduction of heat in solids. Oxford: Oxford Univ. Press.
DOS REIS, N. R.; GUILLAUMET, J.-L. (1983): Les chauves-souris frugivores de la region de Manaus et leur role dans la dissemination des especes vegetables. Rev. Ecol. **38**, 147–172.
DUNNING, D. C. (1968): Warning sounds of moths. Z. Tierpsychol. **25**, 129–138.
GREENHALL, A. M. (1965): Aspects of ecology in vampire bat control in Trinidad. Anais do segundo Congresso Latino-Americano de Zoologica. Sao Paulo, Brazil. 321–326.
GUSH, T.; BONACCORSO, F.; ARMSTRONG, J.; DINERSTEIN, E. (1982): Food choice in frugivorous bats. Organization for tropical studies 1981-3, 270–275.
HEITHAUS, E. R.; FLEMING, T. H. (1978): Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata*. Ecological Monographs **48**, 127–143.
JOERMANN, G. (1984): Recognition of spatial parameters by echolocation in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. J. Comp. Physiol. **155** A, 67–74.
JONES, J. K.; CARTER D. C. (1976): Annotated checklist, with keys to subfamilies and generea. In: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, I. Lubbock: Spec. Publ. Mus. Texas Univ. 7–38.
KÄMPER, R.; SCHMIDT, U. (1977): Die Morphologie der Nasenhöhle bei einigen neotropischen Chiropteren. Zoomorph. **87**, 3–19.
KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und -auswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. **44**, 550–564.
KULZER, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldoggfledermaus *Tadarida condylura*. Säugetierkundl. Mitt. Heft 3, 116–124.
MANN, G. (1951): Esquema ecologico de selva, sabana y cordillera en Bolivia. Santiago: Univ. de Chile.
MANSKE, U. (1979): Untersuchungen zur optischen Musterunterscheidung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. Z. Tierpsychol. **49**, 120–131.
MCCARTHY, A. I.; PALMER, J. K. (1963): Correlation of gaschromatographic data with flavor profiles of fresh banana fruit. J. Food Science **28**, 379–384.
MCCARTHY, A. I.; PALMER, J. K. (1964): Production of volatile compounds by the banana fruit during ripening. In: Proc. First Int. Cong. Food Science and Tech. I. New York: Gordon and Breach.
MÖHRES, F. P.; KULZER, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde. Z. vergl. Physiol. **38**, 1–29.
MUENZINGER, K. F. (1938): Vicarious trial and error at a point of choice: I. A general survey of its relation to learning efficiency. J. Genet. Psychol. **53**, 75–86.
OBST, C.; SCHMIDT, U. (1976): Untersuchungen zum Riechvermögen von *Myotis myotis*. Z. Säugetierkunde **41**, 101–108.
PFEIFFER, W. (1964): Geruchs- und Geschmacksstoffe im Leben der Tiere. Naturwiss. Rundschau **17**, 5–11.
SCHMIDT, U. (1975): Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren. Z. Säugetierkunde **40**, 269–298.
SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M. (1971): Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse, *Desmodus rotundus*. Z. vergl. Physiol. **74**, 217–226.
SIMMONDS, N. W. (1959): Bananas. London: Longmans.
SLOTNICK, B. M. (1981): Absolute olfactory thresholds in rats and humans. Third annual meeting program. The Association of Chemoreception Sciences. Abstract volume.
STEPHAN, H. (1967): Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren". Zool. Anz. **179**, 177–199.
STODDART, D. M. (1980): The ecology of vertebrate olfaction. London: Chapman and Hall.
SUTHERS, R. A. (1970): Vision, olfaction, taste. In: Biology of bats, II. Ed. by W. A. Wimsatt, New York: Academic Press.
THOMAS, D. W. (1984): Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. Physiol. Zool. **57**, 457–467.
VOGEL, S. (1958): Fledermausblumen in Südamerika. Oesterr. Bot. Z. **104**, 491–530.
WHITAKER, J. O. (1980): Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. J. Mammalogy **61**, 540–544.

Anschrift der Verfasser: MATTHIAS LASKA und Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn